第 37 卷 第 3 期 昆 虫 学 报 Vol. 37, No. 3
1994 年 8 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Aug., 1994

稻虱跗蝙的个体发生研究:卵的形成和胚胎发育

顾秀慧 贝亚维 高春先

(浙江省农业科学院植保所,杭州 310021)

摘要 捻翅目昆虫是胎生的,胚胎发育和孵化均在母体血腔内进行。稻虱跗蝙 *Elenchinus japonicus* 属捻翅目,跗蝙科,寄生于白背稻虱、褐稻虱和灰稻虱。本文报道稻虱跗蝙卵的形成各阶段: 1)雌虫体内无典型的卵巢,所有卵在母体体腔内同步发育和成熟。最早发现的原卵是包囊干细胞,在雌幼虫血腔内。2)每个包囊细胞内含 256 个姐妹细胞,其中有一个细胞分化成卵母细胞,其余的成为营养细胞。3)成熟卵为椭圆形,大小为 75—100×40—50μm。其胚胎发育过程按顺序包括: 卵裂、胎盘形成、胚带分节、附肢形成和胚胎背合等阶段。稻虱跗蝙行单胚生殖。

关键词 捻翅目 稻虱跗蝙 卵的形成 胚胎发育

捻翅目昆虫具有多变态、内寄生、血腔胎生、幼态持续等特点,深受国内外昆虫学家的注意(韦贝尔、魏德纳, 1984; Counce 和 Waddington, 1972; Pierce, 1961)。该目昆虫除原捻翅亚目外,雌虫终生在寄主体内生活。其卵母细胞、卵及胚胎发育均在母体体腔内进行,故称血腔胎生。捻翅目昆虫是至今尚未充分研究的类群,它的个体发生,有许多方面不同于其它目昆虫,特别是有关卵子发生、胚胎发育等。尽管前人(Hughes-Schrader, 1924 等)有一些片断研究的报道,但未见到有系统的描述。稻虱跗蝙 *Elenchinus japonicus* Esaki et Hashimoto 属捻翅目 Strepsiptera 跗蝙科 Elenchidae, 是稻虱成若虫的重要天敌。对它的卵的形成和胚胎发育的研究,在探索捻翅目系统发育上具有一定的意义。本文继稻虱跗蝙的生活史和寄生作用(顾秀慧等, 1990),着重介绍了稻虱跗蝙卵的形成,其中包括包囊干细胞、姐妹细胞、卵母细胞和卵的发生和发育;稻虱跗蝙胚胎发育和血腔胎生的过程。

材 料 和 方 法

在稻虱(主要是白背稻虱 *Sogatella furcifera* (Horváth))发生季节,稻田采集被稻虱跗蝙寄生的白背稻虱,以个体饲养在直径 2.5cm、高 10cm 的玻璃管内的稻株上。

1. 卵的形成 当稻虱跗蝙育道口开始爬出三爪蚴(triungulinid larvae)时,立即接入正常(未被任何天敌寄生)的 4—5 龄白背稻虱若虫,并记录入侵成功的时刻。已被寄生的若虫,继续用稻株饲养,按不同的时间区间,定时将被寄生的白背稻虱用 Bouin-Allen 固定液固定,然后在双目立体显微镜下解剖出寄主体内各虫期的稻虱跗蝙,其中雌蝙供切片、制片后观察。

本文于 1991 年 11 月收到。
本研究承蒙刘秀琼教授指导和帮助,并论文审阅,杨新华同志绘图,一并致谢。

2. 胚胎发育 把刚羽化的雄蜂与从白背稻虱体节间"露头"的雌蜂交配，记录交配时刻，按不同的时间区间，将已交配的雌蜂连同寄主一起用 Bouin-Allen 固定液固定，然后镜下从白背稻虱体内解剖出雌蜂，待切片。以上材料供作石腊切片厚度为 6—8μm, 经苏木精-伊红双重染色，制成永久玻片标本，并摄影、绘图，供研究。

结果与分析

一、卵的形成 稻虱跗蝓没有典型的卵巢，最初能辨别的生殖细胞，在雌蝓蚴体内靠近体壁两侧，原卵与卵母细胞均分散在雌蝓蚴体内脂肪体细胞之间，依靠一层类似滤泡上皮的细胞，吸取由母体脂肪体细胞转化的营养物质，供原卵发育和增殖。卵母细胞除上述一层滤泡上皮外，一端具有一群极帽细胞很可能类似一般昆虫卵母细胞发育时的滤泡细胞作用。另外，稻虱跗蝓的卵母细胞发育过程中，象具有多滋式卵小管的昆虫一样，伴有营养细胞。

1. 包囊干细胞(早期的生殖细胞)及其增殖：最早见到的生殖细胞是包囊干细胞，在 3 龄末、4 龄初幼虫的体腔内，位于消化道外两侧，近体壁处，从切片剖面观察，内含 6—7 个细胞，呈近圆形，细胞排列成梅花形，直径约 12—16μm (图 1: A)。细胞内具有明显的核仁。包囊干细胞被一层类似滤泡上皮的细胞包围着，具滋养和交换代谢物的作用。随着稻虱跗蝓母体的增长，包囊干细胞迅速增大，包囊内细胞增加(图 1: B), 当包囊干细胞达到充分大小(直径约 30μm)时，包囊体开始拉长、分裂(图 1: C、图版 I:1), 这样包囊干细胞得到不断增殖。

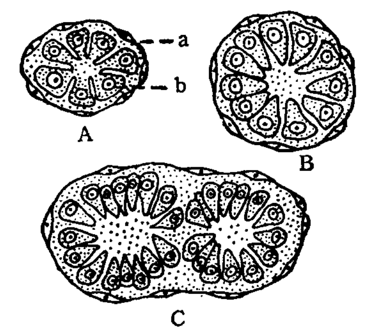


图 1 稻虱跗蝓早期正在发育的包囊干细胞切面
A—B 为正在发育的包囊干细胞 a. 滤泡上皮
b. 包囊干细胞
C 为正在分裂的包囊干细胞

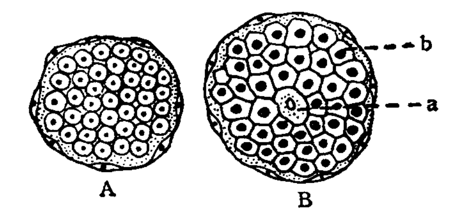


图 2 稻虱跗蝓的包囊细胞和卵母细胞形成
A 为包含256个姐妹细胞的包囊细胞 B 为卵母细胞形成和营养细胞多倍化 a. 卵母细胞
b. 多倍化的营养细胞

2. 包囊细胞、卵母细胞和营养细胞合胞体。当稻虱跗蝓幼虫进入 5 龄阶段，体腔内的包囊干细胞已停止增殖，其直径可达 30—40μm, 由包囊干细胞转化为互连的细胞群，即包囊细胞(图 2: A、图版 I:2)。包囊细胞最后内含 256 个形状相同呈圆形的姐妹细胞，外面仍被一层类似滤泡上皮包围着。然后包囊细胞开始分化，其中一个细胞分化成卵母细胞，位于中心区；其它的细胞分化成营养细胞(图 2: B)。

3. 卵母细胞的发育和极帽细胞的形成。当稻虱跗蝓进入蛹期，母体内卵母细胞由中心向包囊一端移动，类似滤泡上皮的细胞也向卵母细胞一端靠拢，并排列成莲座状的细胞

群，称之为极帽细胞（图 3：A—B)。这些细胞很可能与一般具有典型卵巢昆虫中的卵母细胞（或卵母细胞——营养细胞合胞体）外的一层滤泡细胞的作用相似。在极帽细胞阶段，卵母细胞始终靠近极帽细胞一端，包囊逐渐增大（图 3：B)。卵母细胞与营养细胞各占合胞体的一极。

在卵母细胞发育至约包囊 1/3 大小，极帽细胞形态与具有典型卵巢昆虫的滤泡细胞相似，然后卵母细胞迅速发育(图 3：C—E)。营养细胞中的物质转移到卵母细胞，伴随这一过程，卵母细胞内形成大量卵黄，这一阶段在卵母细胞内出现明显的胚泡和大量的网状卵黄、整个包囊呈椭圆形。

当稻虱跗螈进入蛹的后期，卵母细胞发育成近椭圆形，营养细胞逐步分解，整个包囊几乎被卵母细胞占领(图 3：E、图版 I:4)。在母体蛹期的 2—3 天中卵母细胞体积增大了近 10000 倍。

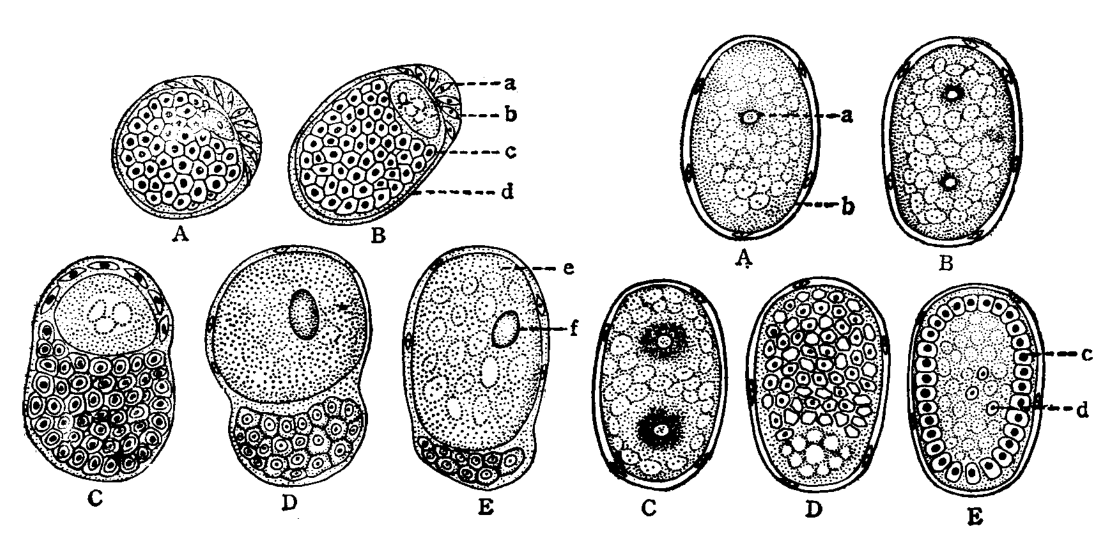


图 3 稻虱跗螈卵母细胞——营养细胞合胞体各发育阶段的纵切面
A—B 为极帽细胞形成 a. 极帽细胞 b. 卵母细胞 c. 营养细胞 d. 滤泡上皮
C—E 为卵母细胞发育 e. 卵母细胞 f.胚泡

图 4 稻虱跗螈卵裂和胚盘形成阶段的卵纵切面
A为受精卵 a. 合子核 b. 滋养膜
B—C为双核阶段 D为完全卵裂完成
E为胚盘形成 c.胚盘 d.消黄细胞

由于稻虱跗螈卵的形成和胚胎发育均在母体体腔内发生，因此，其营养来源和各阶段营养分配与母体的营养来源和支配密切相关，这是物种长期演化而积累的对策，稻虱跗螈与其它目的昆虫有所不同。

1）消化道：从低龄幼虫开始，稻虱跗螈具有发达的消化系统(顾秀慧等，1990)，随着体腔内包囊干细胞的增殖，母体消化道逐渐变窄，当雌螈进入 5 龄时，消化道明显退化，整个体腔内充满了卵母细胞——营养细胞合胞体(图版 I:3)。

2）脂肪体细胞：稻虱跗螈从 3 龄幼虫后期开始积累，至进入蛹期体腔内脂肪体细胞最发达，随着卵母细胞增大，母体体腔内脂肪体细胞逐渐消耗；到卵形成时，母体体腔内脂肪体细胞仅有少量残存。

当稻虱跗螈雌虫头胸部突出寄主体外，体腔内已形成大量的成熟卵。卵：椭圆形，长

约 75—100μm，宽 45—50μm，白色，无卵壳，有卵膜，围绕着卵有一层"膜"即含细胞的滋养膜，可能有滋养和交换代谢产物作用(图 4：A)。

二、胚胎发育 稻虱跗蝙是血腔胎生的昆虫。雌虫附肢退化殆尽，终生在寄主体内营寄生生活。稻虱跗蝙的卵子发生过程中，通过吸收母体营养物质，在成熟的卵内积累了充分的卵黄和原生质，不象某些膜翅目内寄生昆虫，例如赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* (利翠英，1961)，黄柄黑蜂 *Plalygaster oryzae* (刘秀琼等，1982)的卵那样缺乏卵黄。尽管稻虱跗蝙在胚胎发育早期，具有滋养膜；但是在胚胎发育的中后期，母体的脂肪体细胞残存无几，滋养膜内的细胞也逐渐消退，因此，滋养膜可能主要是胚胎发育早期有滋养和交换代谢产物的作用。

1. 合子核的分裂和胚盘的形成。稻虱跗蝙交尾后，精子经雌蝙的育道开口→育道→生殖孔→生殖沟后进入体腔，然后与母体内的卵结合形成合子。交配后 4—6 小时，合子核分裂成二个子核的双核期(图 4：B—C、图版 I:5)，紧接着卵黄向两个子核的位置分裂成分裂球，这表明稻虱跗蝙卵裂开始，从切片上还可以看到正处于 4 核阶段的分裂球和位于中间的卵裂腔。在受精后 1—1.5 天，从卵的纵切面可以看到具有 40 多个多边形的，大小基本一致的分裂细胞，卵一端是含有网状原生质的空腔(图 4：D、图版 I:6)，这表明卵裂已完成。接着分裂细胞向周缘移动，中心出现由小变大的囊胚腔，囊胚腔内含卵黄团。最后，分裂细胞移到周缘、整齐地排列成单层细胞的胚盘(图 4：E)。

2. 羊膜和胚带形成。胚盘阶段时间很短，胚盘形成后，位于卵腹面的胚盘细胞逐渐增厚，发育形成胚带，另一部分的细胞逐渐变薄，形成胚膜。胚带继续发育，呈现出胚层(图 5：A)，与此同时，胚带周缘细胞变薄，向外弯褶，形成羊膜褶和羊膜。羊膜褶和羊膜之间形成羊膜腔(图 5：B)，胚带继续伸长，腹面向外，头端向卵内延伸，头端与尾端十分靠近(图 5：C、图版 I:7)。

3. 胚胎分节和附肢形成。受精后 2.5—4 天，随着胚带伸长，胚胎分节逐渐明显，最早出现的是第一分节沟(第二下颚节与第一胸节的分界)，胚带的前端较宽，为原头，其它部分狭长，为原躯。在胚胎开始分节的时候，胚胎的前端和后端的外胚层向内凹陷，成为管状构造，前端是口道，后端的叫肛道，将分别发育成消化道的前肠和后肠。胚体发育过程中，原头和颚节又逐步靠近，合并，出现头部。

胚胎体节，头部明显的可见 4 节，胸 3 节(图 5：D—E)，腹节开始不明显，后分成 10 节(图 6：A)。每一体节上发生一个囊状的突起，以后延伸，分节而成附肢。稻虱跗蝙的胸节附肢原基继续发育成胸足。腹节附肢原基，最后退化，无腹足。

4. 胚体背面封合，胚胎发育完成。受精后 4—5 天，胚体达到充分的长度后，又重新开始缩短，腹节可辨，10 节，胚体向两侧扩展，成未闭合的体壁(图 6：A)。接着胚体迴转，原来向背面卷曲的腹部缩短伸直，整个胚体呈"丁"字形，胸节附肢伸长(图 6：B)。然后腹部向腹面方向卷曲，腹节附肢原基包藏在弯曲的腹内侧，胸附肢原基继续伸长(图 6：C)，接着迴转的胚体两侧体壁及内胚层中胚层逐渐向背面封合。背合时把残余的卵黄包容在内，形成体腔和中肠。这时胸附肢开始分节，发育成胸足、无腹足，眼点呈现。胚胎发育完成(图 6：D，图版 I:8)。

5. 孵化和第二期幼虫形成。捻翅目是过变态昆虫，出现二型幼虫，即拟三爪蚴和蛆状

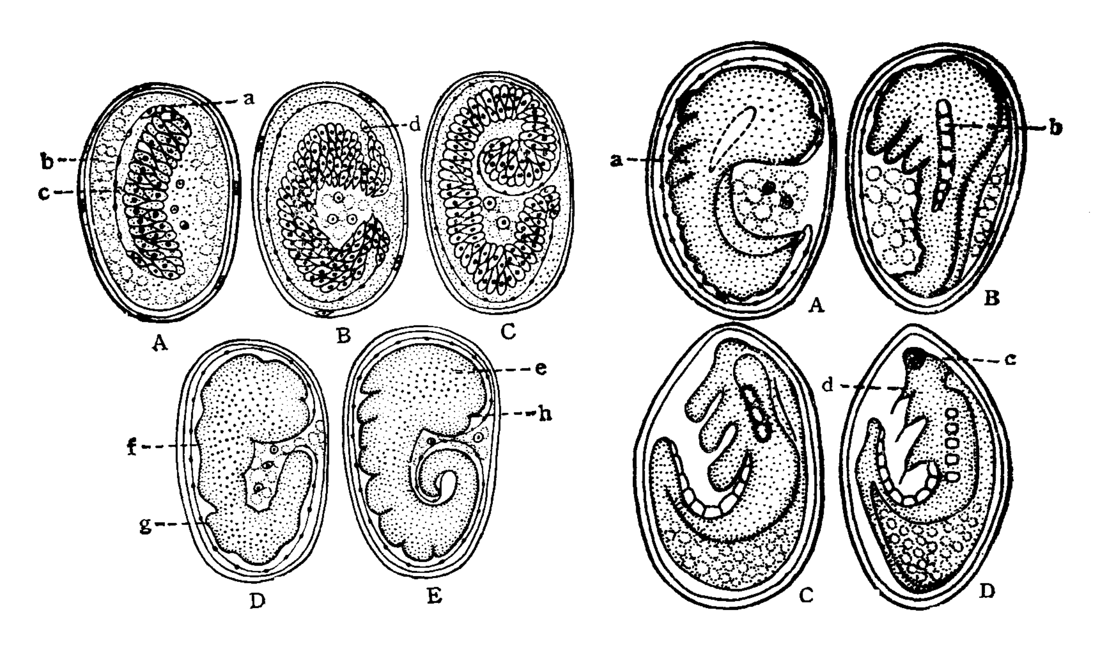


图 5　稻虱跗蝙胚带形成和胚体分节阶段卵的纵切面

A—C 为胚带形成和伸长　a. 胚带　b. 羊膜　c. 羊膜腔　d. 羊膜褶

D—E 为胚带分节阶段　e. 原头　f. 羊膜　g. 胸节　h. 口陷

图 6　稻虱跗蝙附肢形成和背合阶段卵的纵切面（A—D）

a. 胸节　b. 神经节　c. 眼块　d. 胸足

蚴。受精后 7—8 天，胚胎成熟，大而黑色的眼块出现，同时体节更明显，各节表皮呈角质化，尾须和体节上的刚毛形成，附肢已清楚的分节，这是稻虱跗蝙的第一期幼虫，拟三爪蚴。成熟的拟三爪蚴突破卵膜进入母体体腔，再经生殖沟、生殖孔、育道、最后从育道口离开母体。拟三爪蚴离开母体后，匆忙寻找寄主，一旦抓住寄主，就有机会从寄主的腹节节间膜入侵。入侵后很快蜕皮，成为第二期幼虫：蛆状蚴。因此，从某种意义上说，拟三爪蚴仅仅是稻虱跗蝙的子代从一寄主转向另一寄主入侵的变态类型，实际上胚后发育从蛆状蚴开始。

讨　　论

稻虱跗蝙未体内观察到典型的卵巢，在卵成熟之前的各阶段，均分散在母体体腔内，依靠一层类似滤泡上皮细胞的滋养层吸取母体营养和交换代谢产物，并不象其它昆虫的卵在母体卵巢中发育和成熟，这是十分清楚的。但是，本研究仅在母体幼虫 3 龄末，4 龄初观察到早期的生殖细胞(包囊干细胞)，至于更早期的母体幼虫内是否存在最早的生殖细胞，以及最早的生殖细胞在哪一个器官或哪一部分组织发生，尚需进一步明确。另外，在卵母细胞——营养细胞合胞体之前的各阶段：包囊干细胞、包囊细胞的发育仅从时间序列和细胞形态上来推断，因此，稻虱跗蝙卵形成早期生殖细胞发生和各期划分，尚需进一步探索。

参 考 文 献

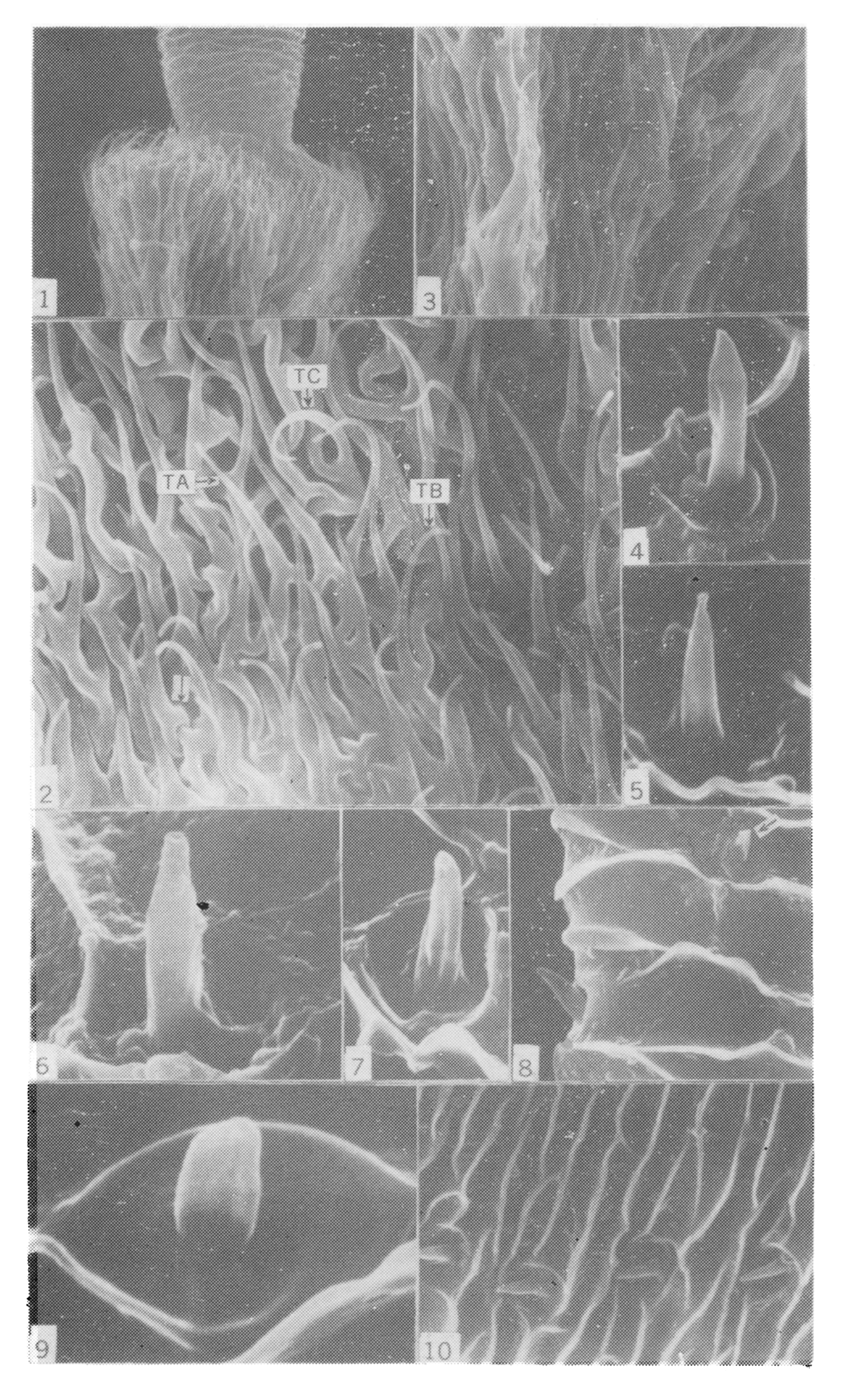
刘秀琼等 1982 稻瘿蚊的天敌黄柄黑蜂个体发育及其生物学。昆虫学报。25(4): 373—81。
利翠英 1961 赤眼蜂的个体发育及其对于寄主蓖麻蚕胚胎发育的影响。昆虫学报 10(4—6): 339—54。
顾秀慧等 1990 稻虱附蝓的个体发生研究: 生活史和寄生作用。昆虫学报 33(2): 174—81。
韦贝尔, H. 1982 昆虫学纲要(忻介六等译)。223—247 页。高等教育出版社。
Counce,S. J. & C. H. Waddington 1972. Developmental Systems: Insects. Vol. 1. In: Oogenesis. pp. 1—43. *Polyembryony in insects*. pp. 243—269. Academic Press, London & New York.
Hughes-Schrader 1924 Reproduction in *Acroschismus wheeleri* Pierce. *Jour. Morph. and Physiol.* 39:157—197.
Pierce, W. D. 1961 A aew genus and Strepsiptera parasitic on a vairus disease of rice and other Gramineae. *Ann. Entom. Soc. Amer.* 54(4):467—74.

STUDIES ON THE ON ONTOGENY OF *ELENCHINUS JAPONICUS* (ELENCHIDAE:STREPSIPTERA): EGG FORMATION AND EMBRYONIC DEVELOPMENT

GU XIU-HUI BEI YA-WEI GAO CHUN-XIAN
(*Institute of Plant Protection, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hanzhou* 310021)

Strepsiptera are very specialized insects which carry out a unique type of viviparity with egg formation and embryonic development taking place within haemocoel of the female. *Elenchinus japonicus* belongs to Elenchidae, Strepsiptera, and parasitizes the planthoppers *Sogatella furcifera*, *Nilaparvata lugens* and *Laodelphax striatellus*. In this work the stages of egg formation and embryonic development in *S. furcifera* were carefully observed microscopically. The female insect lacks typical ovaries; the eggs develop and mature synchronically within the adipose tissue near the body wall. At the beginning, the primary oocytes are derived from the cystoblasts each of which consists of 256 sibling cells. One of these cells differentiates into the oocyte and the rest become the nurse cells. The mature egg is elliptical and measures 75—100 × 40—50 μm. It undergoes cleavage, blastoderm formation, segmentation of germ band, formation of appendages and dorsal enclosure to form the mature embryo monoembryonically.

Key words Strepsiptera——*Elenchinus japonicus*——egg formation ——embryonic development



1—9 雄亚成虫

1.梗节上的毛形感器和鞭节上的脊纹（腹面观） ×1000； 2.梗节背面的毛形感器(示A型、B型、C型)，箭头所示基部分支呈钳状 ×3200； 3.梗节腹面的毛形感器 ×2000； 4.刺形感器 I 型 ×10000； 5.刺形感器 II 型 ×10000； 6.刺形感器 III 型 ×15000； 7.刺形感器 III 型 ×10000； 8.刺形感器、耳形感器（箭头所示） ×4000； 9.耳形感器 ×20000； 10.雄成虫的刺形感器 ×3500.